Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung der *Salvinia natans,* verglichen mit der der übrigen Rhizocarpeen.

(Mit 2 Tafeln und 1 Holzschnitt.)

Von Dr. **Emil Heinricher,**
Assistent am botanischen Institute und Privatdocent an der Universität zu Graz.

Über die Ausbildung der Sporenfrüchte, Sporangien und Sporen von *Salvinia* liegen drei beachtenswerthe Abhandlungen vor. Die älteste über *Salvinia pinnata* von Griffith,[1] eine unmittelbar folgende, über *S. natans* von Mettenius[2] und über dieselbe Art eine neuere von Juranyi.[3] Während in den ersteren die Vorgänge, welche in den Sporangienanlagen der Sporenbildung vorausgehen und diese selbst, zum grössten Theile nicht erkannt oder falsch gedeutet erscheinen, hingegen einige gute Beobachtungen und besonders Zeichnungen über die vorgeschrittenere Ausbildung der Sporen zu finden sind, hat Juranyi eine eingehende Abhandlung vorzüglich über die Anlage der Sporangien und der in diesen der Sporenbildung vorausgehenden Theilungen geliefert, sowie auch einige Verhältnisse der Sporenausbildung klar gelegt. Immerhin kann noch Manches wesentlich berichtigt und ergänzt werden und da die dadurch gegebenen

---

[1] „Über *Azolla* und *Salvinia*" von W. Griffith. Aus dem Calcutta Journal of natural history, Juli 1844 übersetzt und mit Bemerkungen begleitet von Dr. Schenk. Flora 1846, Nr. 31.

[2] „Beiträge zur Kenntniss der Rhizocarpeen", Frankfurt a/M. 1846. Enthält auch die Resultate der früher von Mettenius publicirten Dissertation „De Salvinia".

[3] „Über die Entwicklung der Sporangien und Sporen der *Salvinia natans*", Berlin 1873. — Diese wiederholt zu citirenden Schriften sollen fortan unter dem blossen Autornamen genannt werden.

Resultate sowohl phylogenetisch als anatomisch Interessantes bieten, sollen sie in vorliegender Abhandlung eingehend erörtert werden.

Die Untersuchung beschränkt sich vorwiegend auf die Macrosporangien. Die Vorgänge die zu ihr führten, fallen in die Periode, da eine der Sporen zur Macrospore sich auszubilden beginnt. Der Verfolg dieser Entwicklungsstufen erweckte Zweifel, ob Juranyi's Angabe, dass auch im Macrosporangium 16 Sporenmutterzellen gebildet werden, richtig sei. Wie Juranyi pag. 12 anführt, sollen, bis auf die Ausbildung des Sporangienstiels, die Theilungen und Vorgänge in Macro- und Microsporangien bis zu jener Stufe ganz gleich sein, da in beiden 16 Sporenmutterzellen gebildet seien.

Es musste mir aber auffallen, in Macrosporangien so oft das Octantenstadium, nie aber ein solches mit 16 Sporenmutterzellen zu finden. Indem ich Macrosporangien, in denen die Macrospore schon erkennbar war, öffnete und die herausgefallenen Sporen zählte, fand ich immer eine Zahl nahe an 30, nie über 32. Dieses Ergebniss musste mich in meiner Ungläubigkeit umsomehr bestärken, da ich die Bilder, welche Juranyi auf Tafel I (Figuren 16 und 17) gibt, als den thatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechend gefunden hatte, ebenso wie die im Zusammenhange mit diesen Bildern pag. 13 gegebenen, folgenden Sätze: „Nachdem auf die angegebene Weise die Sporenmutterzellen zu Stande gekommen sind, fangen sie an, sich zu vergrössern, sie dehnen sich rasch und ziemlich stark aus und verlieren in Folge des immer mehr zunehmenden Druckes ihre tetraëdrische Form so sehr, dass sie bald als polyedrische Zellen in dem Innern des Sporangiums erscheinen“. Schon zur Zeit der Tetradenbildung sind die Mantelzellen immer zerfallen und ebenso ist man sich bald zu überzeugen im Stande, dass die Sporenzellen nie polyedrische Formen annehmen, sondern, bis auf etwaige Schrumpfungen, immer ihre tetraëdrische Form bewahren. Noch viel weniger findet sich die schon als solche erkennbare Macrospore in einem festen Gewebeverbande im Sporangium (Tafel I, Figuren 16 und 17), wesshalb auch Juranyi's folgende Sätze durch Täuschung inducirt zu sein scheinen: „Die fortschreitende Ausdehnung der Macrospore einerseits, die Zunahme

des Mantels andererseits bewirken, dass die zur Bildung der Macrospore nicht verwendeten Sporenzellen im hohen Grade zusammengedrückt und viele derselben zerstört und resorbirt werden. Dies ist der Grund, warum man neben der Macrospore in der sie nun umschliessenden plasmatischen Masse nur so wenig Sporenzellen eingebettet findet. Diese noch übrig gebliebenen Sporenzellen zerfallen nun ebenfalls sehr rasch und bald sieht man, dass in dem Plasmaklumpen ausser der Macrospore keine andere Zelle eingeschlossen ist.“ Es ist richtig, dass der Protoplasmaklumpen ausser der Macrospore keine andere Spore umschliesst, aber die zurückbleibenden Sporen sind alle (einzelne mögen hie und da von allem Anfang obliteriren) völlig erhalten zwischen der Protoplasmakugel und der Sporangienwand zu finden. Ihre tetraëdrische Form blieb ihnen, aber ausser dem durch Tinction nachweisbaren Zellkerne besitzen sie nahezu keinen Inhalt. Selbst in Sporangien, in denen die Macrospore schon ein consolidirtes Epispor hatte, waren sie in grosser Zahl vorhanden und sind es wahrscheinlich immer.

Die Constatirung dieser Verhältnisse liess mir ein neuerliches Studium der Vorgänge im Macrosporangium, von dem Zeitpunkte an, da die Centralzelle desselben in Octanten getheilt ist, wünschenswerth erscheinen.

Das Archespor der Macrospore.

Die vorhergehenden Stadien wurden nicht eingehend studirt, doch liess eine Reihe von Präparaten die diesbezüglichen Angaben Juranyi's als wahrscheinlich richtig ansehen; wenigstens gilt dies bis zu der Stufe, da die Centralzelle durch eine auf die Basalwand senkrechte Theilungswand in zwei Zellen getheilt wird. Die Octanten sollen nun durch Wände gebildet werden, die in zwei die ganze Centralzelle durchsetzende, auf die Achse der ersten Theilungswand und aufeinander senkrechte Ebenen fallen würden; demnach müssten die Octanten, einer eben betrachteten vorderen Hälfte des Archespors, die gleiche Lage zeigen wie jene der abgekehrten, hinteren Hälfte.

Das scheint nun meist nicht der Fall zu sein, und wenngleich ich die Aufeinanderfolge der Wände in der Centralzelle nicht verfolgt habe, das fertige Octantenstadium lässt einen anderen Theilungsmodus erkennen. Es sei hier vorausgreifend gleich erwähnt, dass in der That im Macrosporangium nicht 16 Sporen-

mutterzellen gebildet werden, sondern nur acht, d. h. die Octantenzellen sind schon die Sporenmutterzellen. Wie Juranyi zur Annahme von 16 Sporenmutterzellen kam, das mag ausser dadurch, dass in den Microsporangien 16 gebildet werden, eben durch die Theilungsart, welche die Centralzelle im Octantenstadium aufweist, veranlasst worden sein. Sie lässt eine Täuschung, da günstige Aufhellung bei *Salvinia* (wenigstens bei Alkoholmaterial) schwer zu erzielen ist, möglich erscheinen. Die Wände, welche die Hälften der Centralzelle in Octanten theilen, schneiden sich in jeder Hälfte rechtwinckelig, allein die Octanten beider Hälften liegen so zu einander, dass die sie trennenden Wände der einen mit jenen der andern Winkel von 45° einschliessen.

Der anstehende Holzschnitt wird diese Theilungsweise unmittelbar verständlich machen. Bei einer mittleren Einstellung erhält man mehr minder alle acht Zellen zur Anschauung und bei schlechter Aufhellung, könnte man zu der Auffassung verleitet werden, es hätten sich die Octanten einer Hälfte nochmals getheilt, wornach im Ganzen 16 Sporenmutterzellen gebildet würden.

Lage der Octanten des Archespors; die Wände der hinteren Hälfte sind punktirt.

Der Nachweis, dass die Centralzelle in nur acht Sporenmutterzellen zerfällt, war indess kein leichter. Ich arbeitete mit von August 1881 ab in entsprechenden Zeitabschnitten in absolutem Alkohol eingelegtem Materiale.[1]

Die Aufhellung dieses gelang schwer; die Wände der Tapetenzellen sind äusserst zart und vertragen nur schwachprocentige KHO-lösungen. Nach langen Versuchen erwies es sich als das Beste, die Sporangien aus absolutem Alkohol in Glycerin zu übertragen und unter dem Deckglase etwas achtprocentige KHO-lösung beizusetzen.

[1] Die Untersuchung war schon 1880 aufgenommen, die vorgelegenen Pflanzen waren aber so spät im Herbste eingelegt, dass ich in den Macrosporangien nicht bis zu den nöthigen Jugendstadien vordringen konnte. Microsporangien waren von den ersten Anlagestadien an zu haben. Ich fand eben den Ausspruch des Mettenius bestätigt, dass die gegen Ende der Vegetationsperiode entwickelten Sporocarpiengruppen nur aus Microsporenfrüchten bestehen.

Die Tapetenzellen umgeben die Octanten meist in einer Schicht, nur in wenigen Fällen konnte ich zweifelhaft sein, dass sie stellenweise zweischichtig waren, sicher konnte ich dies nie constatiren. Die Theilung der Octantenzellen in die Tetraden erfolgt nie, so lange die Octanten noch im festen Verband sind, wohl aber werden zu der Zeit schon Vorgänge bemerkbar, die als Vorstadien der Theilung der Sporenmutterzellen aufgefasst werden müssen.

In Figur 1 sind die Octanten von der Tetradenbildung noch weit entfernt. Jeder enthält jetzt einen Zellkern mit einem Kernkörperchen. Die Tapetenzellen sind noch vollständig erhalten, während ihre Membranen vor der Trennung der Octanten und der Tetradenbildung, immer beinahe völlig aufgelöst sind; ihre Inhalte, in denen sich die unveränderten Zellkerne finden, sind alsdann zusammengeflossen und umhüllen von der Sporangienwand abgehoben die Octantenzellen. Nur in seltenen Fällen fand ich die Sporenmutterzellen schon in dem Stadium, das sie in Rücksicht auf ihren Zellkern in Figur 1 zeigen, von einander getrennt und auch die Wände der Mantelzellen aufgelöst (Figur 2).

Die Veränderungen die mit den Octantenzellen erfolgen, bestehen, ausser in mäliger Vergrösserung und theilweiser Abrundung darin, dass in ihren Kernen mehrere Kernkörperchen (Chromatinkörperchen) auftreten, und zwar waren in den meisten Fällen vier vorhanden. Die Grösse dieser Chromatinkörperchen ist ziemlich schwankend, von ihr dürfte die Intensität der Färbung abhängen, welche sie bei Anwendung von Tinctionen zeigen. In manchen Fällen lässt sich die Contour des Nucleus nur schwer erkennen und man erhält den Eindruck, als ob die Chromatinkörper zerstreut in der Zelle lägen und der Kern aufgelöst worden wäre.

Diese Beobachtungen wurden natürlich an freipräparirten Sporenmutterzellen gemacht. Sie zeigen auf diesen Entwicklungsstufen schon grosse Neigung zum Auseinanderweichen oder sind wohl auch schon von einander getrennt. In zwei Fällen fand ich zahlreiche kleine Chromatinkörperchen im Zellkerne zu einer Platte angeordnet (Figur 3 *a* in einem Octanten und Figur 5 *d*).

Tetradenbildung.

Die auseinandergewichenen Octanten schreiten nun zur Tetradenbildung. Sie erfolgt nicht in allen eines Sporangiums

gleichzeitig, und auch ihrer Grösse nach sind die einzelnen Octanten nicht gleich. Figur 5 zeigt sämmtliche, durch Herauspräpariren erhaltenen Octanten eines Macrosporangiums. Im Sporangium selbst nehmen die Tetraden verschiedene Lagen ein, immer sind sie vom Protoplasma der Tapetenzellen, die ihren Gewebeverband ebenfalls aufgegeben haben, umflossen. Meist liegen sie mehr in der Mitte des Sporangiums, manchmal tritt eine oder die andere auch ganz an die Sporangienwand. Öfter liegen zwei Tetraden nebeneinander, ohne zwischenliegende Protoplasmamasse von einer Seite sich berührend, meist aber sind sie alle durch Zwischenmasse von einander isolirt (Fig. 4*a*). Es gelingt nun wohl durch Rollen der Sporangien sich von der Achtzahl der Tetraden zu überzeugen, oder wenigstens davon, dass unmöglich 16 vorhanden sein können, doch den sichersten Beweis liefert das Herauspräpariren. Ich erhielt so nie über acht, öfters alle acht Tetraden, manchmal auch eine oder zwei weniger, da ja die so kleinen Objecte leicht verloren gehen, an der Nadel haften bleiben etc.

Die Vorgänge bei der Theilung der Sporenmutterzellen sind schwer zu verfolgen. Deutliche Kerntheilungsbilder erhielt ich nie, die Theilungsstadien müssen rasch durchlaufen werden, desshalb sehen wir scheinbar simultan an Stelle des einen Zellkernes, vier solche in ziemlich regelmässigen Abständen von einander an der Peripherie der Mutterzelle stehen. Nun wird auch die Bildung der tetraëdrischen Sporen als angedeutet erkennbar, indem an den Stellen, wo die Tetraëderflächen der Sporen später aneinander liegen, körnchenreicheres Protoplasma in Form dünner Platten sich sammelt (Figur 5, *b*, *c*, *g*).[1] An Stelle dieser finden wir bald

[1] Trotz dieser etwas fragmentarischen Beobachtungen ist eine Ähnlichkeit der Vorgänge mit jenen, welche Russow für die Theilungen der Sporenmutterzellen von *Marsilia* beschreibt, unschwer zu finden. Auch mit den Angaben Strasburger's („Zellbildung und Zelltheilung" 3. Aufl., Jena 1880) über die Theilung der Sporenmutterzellen bei Gefässkryptogamen ergibt sich Manches übereinstimmende, nur fehlt mir jede sichere Beobachtung einer Kernspindel und der Kernfasern. Auch bei Psilotum und Equisetum finden sich in den Kernen der Sporenmutterzellen mehrere bis viele Chromatinkörperchen, doch scheinen sie nach Strassburger hier von allem Anfang vorhanden, keine vorbereitende Erscheinung der Zelltheilung zu sein. Pag. 155 gibt Strasburger auch an, dass sich diese

Wände gesetzt und beim Schieben fallen die Tetraden schon leicht in die einzelnen Sporen auseinander (Figur 6); die Wandung der Spore erscheint da sehr zart, kaum messbar bildet sie nur die feste Grenzlinie des Inhaltes. An den getrennten Sporen verdicken sich indess die Wandungen bald ziemlich stark.

Die freipräparirten Sporentetraden weisen keine gequollenen Special-Mutterzellmembranen auf, wie sie Russow[1] für die Tetraden von Marsilia in den Figuren 78, 79, 93, Tafel VI zeichnet. Es ist aus Russow nicht mit Sicherheit zu entnehmen, ob er in diesen Bildern freipräparirte Sporenmutterzellen wiedergibt, oder ob er an unverlezten Sporangien sie beobachtete, und aus den optischen Durchschnittsbildern der Sporangien nur die Tetraden herauszeichnete. Das letztere dünkt mir wahrscheinlich, und dann erhalten wir bei *Salvinia* etwas wenigstens theilweise Vergleichbares. Figur 4*a* zeigt uns ein Macrosporangium im optischen Längsschnitte; von dem Plasma der Tapetenzellen umhüllt liegen vier Sporentetraden. Um diese gewahren wir einseitig helle Höfe, die einerseits von der Tetrade, andererseits von dem umhüllenden Inhalte begrenzt sind, letztere Contour bietet ein gekörntes Aussehen. Wie Figur 4*b* zeigt, ist in manchen Fällen auch allseitig um die Tetrade ein solcher heller Hof wahrzunehmen, er ist aber kaum in seinem ganzen Umkreise von gleicher Mächtigkeit. Mit den bei *Salvinia* um die Tetraden beobachteten hellen Höfen stimmt nun eigentlich bloss das in Figur 78 für *Marsilia* gegebene Bild. In den Figuren 79 und 80 greift der helle Hof auch zwischen und um die einzelnen Sporen der Tetrade, daher Russow die Entstehung dieser „hyalinen Kugel, in der vier gleich grosse, rundlich tetraëdrische Protoplasmaklumpen regelmässig vertheilt sind“ auf die gequollenen Specialmutterzellmembranen zurückführt. Ähnliches kommt bei *Salvinia* nicht vor, der helle Hof umgibt nur den äusseren Umfang der ganzen

---

Körner bei Equisetum zu einer Körnerplatte sammeln, die so wie die Kernspindel, noch von der Kernwandung umschlossen sein kann. Dem dürften die Stadien entsprechen, die eines in Figur 3, *a* in einer Sporenmutterzelle, das andere in Figur 5, *d* gegeben sind.

[1] „Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen“, Petersburg 1872.

Tetrade, ohne zwischen die festaneinander liegenden Sporen einzudringen, und kann nur die verschleimte Membran der Sporenmutterzelle sein. Zu vollem Verständnisse dieser Hofbildung bin ich übrigens nicht gelangt, weder hier noch bei den offenbar analogen Erscheinungen, die noch zur Erwähnung kommen. Die Tetraden von *Salvinia* zerfallen sehr bald in die einzelnen Sporen. Ist diese Stufe der Entwicklung erreicht, dann wird auch unmittelbar die zur Macrospore bestimmte Spore erkennbar.

Entwicklung der Macrospore.

Welche, und ob eine an bestimmtem Merkmale erkennbare Tetrade existirt, welche die Macrospore abgibt, darüber konnte ich nicht Gewissheit erlangen, doch wäre ich geneigt, verneinend zu antworten. Vielleicht wird die Spore einer der Sporangiummitte besonders genäherten Tetrade, die zur allseitigen Einhüllung in das Plasma der aufgelösten Tapetenzellen am geeignetsten erscheint, zur Macrospore. Denn zunächst ist das Merkmal, welches uns die Macrospore erkennen lässt, nicht eine besondere Ausbildung der Spore oder überwiegende Grösse; sie gleicht diesbezüglich ganz den übrigen (Figur 7), aber das Verhalten des Protoplasmaballens ihr gegenüber ist das Charakteristische. Sie nimmt mehr oder minder die Mitte des Protoplasmaklumpens ein und ist stets von einem hellen Hofe umgeben, ganz ähnlich jenem, den wir um die Tetraden erwähnten. Dieser Hof findet sich um keine andere Spore, überhaupt ist im compacten Protoplasmaballen nur hie und da eine noch zu finden, sie alle werden an die Peripherie zwischen den Protoplasmaballen und die Sporangienwand gedrängt, wo ein körnchenärmeres, dünnflüssigeres Protoplasma, oft nur einzelne Stränge solches, sie umgibt. Es macht den Eindruck, als ob das Protoplasma der nunmehr wandungslosen Tapetenzellen gegen das die Macrospore bergende Centrum hinstrebte und die dem Untergange geweihten Sporen an seine Oberfläche hübe.

Das diese der Verkümmerung geweihten Sporen umgebende Protoplasma ist von dem compacten, in dem die Macrospore eingebettet liegt, auch dadurch ausgezeichnet, dass in ihm keine Zellkerne liegen, während in dem letzteren die wohl erhaltenen, grossen Zellkerne der Tapetenzellen liegen. Sie werden schon bei Betrachtung in Alkohol selbst erkennbar, indem der Proto-

plasmaballen fleckig erscheint; eine mit Hämatoxylin ausgeführte Tinction benimmt uns aber sofort jeden Zweifel.

Der bräunlich grüne, fleckige Protoplasmaballen, der die Macrospore umhüllt, entspricht offenbar dem, was Russow in der Entwicklung der Macrospore von *Marsilia* als „Protoplasmablase" bezeichnet.

Die Beobachtung dieser eben beschriebenen Entwicklungsstufen und der Mangel irgend einer entsprechenden Zeichnung oder Erwähnung bei Juranyi, gab zunächst die Veranlassung, die Macrosporenentwicklung von *Salvinia* neuerdings zu studieren und zunächst insbesondere die Frage zu lösen, woher die im Protoplasmaballen vorkommenden vielen Zellkerne stammen, was mit ihnen geschieht, wie lange sie erhalten bleiben. Das Woher ist im Vorstehenden schon beantwortet.

Wie Juranyi diese Stadien entgehen konnten, ist mir nicht begreiflich, denn schon Mettenius [1] und Griffith führen Bilder in ihren Tafeln vor, in denen die Zellkerne gezeichnet sind. Ihre Deutung allerdings geschah vollkommen verfehlt.

---

[1] Mettenius hebt diese Kerne auch im Texte hervor, so pag. 11 „Die Inhaltsmasse (der Microsporangien) besteht aus dem beschriebenen Bildungsstoffe, indem Kerne von verschiedener Grösse in grosser Menge eingebettet sind. Die Kerne sind bei ihrer Entstehung von dem übrigen Bildungsstoffe dicht umgeben (Taf. I, 7, *a*), dann tritt ein farbloser, durchsichtiger, leerer Ring um dieselben auf, indem der Bildungsstoff sich in einer gewissen Entfernung um den Rand derselben hält." (Taf. I. 7, *b.*) — Auch diese Beobachtung eines durchsichtigen Ringes um die Kerne ist richtig; ich habe eine derartige Hofbildung um die Kerne, ganz entsprechend der von Mettenius citirten Figur öfters beobachtet. Besonders deutlich wurde die Erscheinung an Präparaten, die mit Anilinviolett behandelt worden waren, wodurch das Protoplasma blau, die Kerne roth-violett gefärbt wurden. Diese Hofbildung erinnert theilweise an jene um die Tetraden, um Macro- und Microsporen beobachtete und man wäre versucht, sie für in allen Fällen, auf gleiche Ursachen zurückführbar zu erachten.

Wie Mettenius nach dem oben citirten die Kerne in der Bildungsmasse der Microsporangien nicht entgangen sind, ebenso beachtete er sie auch in jener der Macrosporangien. In beiden Fällen unterliegt er aber der Täuschung, dass aus diesen Kernen die Sporenmutterzellen hervorgehen. Mit dieser Auffassung werden dann wieder richtige Beobachtungen vermengt. In den Säckchen der ovula dehnen sich diese Zellen nun immer mehr aus und werden Mutterzellen, indem in ihren Inhalte vier Kerne, mit oder ohne Kernkörperchen auftreten und um dieselben sich neue Zellen bilden."

Am wahrscheinlichsten erscheint es mir, dass Juranyi an frischem Materiale beobachtet habe. Denn da ich vor Antritt der Herbstferien ein Macrosporangium des betreffenden Stadiums frisch unter Wasser beobachtete, erkannte ich die Kerne im Protoplasmaballen nicht, wohl aber wurden sie bei Zusatz von Alkohol alsbald deutlich und, allerdings für den Eingeweihten, auch nach längerem Liegen im Wasser.

Diese Entwicklungsstufen werden durch die Figuren 7, 8 und 9 illustrirt; in den beiden letzten zeichnet sich die Macrospore auch schon durch ihre Grössenzunahme von den übrigen Sporen aus. Von einem Zellnetze, das die Spore umgeben würde, ist natürlich nichts zu sehen, da ja schon zur Zeit der Tetradenbildung die Wände der Tapetenzellen resorbirt werden und schon die Sporenmutterzellen sich von einander trennen. Wie sind demnach die von Juranyi auf Tafel I gegebenen Figuren 16 und 17 zu erklären, wo eine schon ziemlich herangewachsene Macrospore (zum mindesten soweit als jene in unserer Figur 9) einmal innerhalb eines durchaus intacten, das anderemal innerhalb eines nur einerseits im Zerfalle begriffenen Zellnetzes gezeichnet ist? Ich halte in der Wirklichkeit ein solches Verhältniss für unmöglich. Welche Gestalt- und Grössenverschiedenheit zeigen nicht die, die Macrospore begrenzenden Zellen, und doch müssten es zum grössten Theile aus den Tetraden hervorgegangene Sporenzellen sein? Wie sollten dann die sich trennenden Sporen wieder plötzlich ihre tetraëdrische Gestalt erhalten, die sie nach meinen Beobachtungen doch in allen Fällen später zeigen! Diese Bilder beruhen sicher auf Täuschung.

Welche Bewandtniss hat es nun mit dem um die junge Macrospore stets vorhandenen hellen Hof. Russow erwähnt auch für die junge Macrospore von *Marsilia* eines solchen und bildet

---

Auch die Hofbildung um die Sporen hat Mettenius beobachtet und zeichnet ganz charakteristisch die äussere Contour durch eine Punktlinie (Taf. I, Figuren 53 u. 54). Er hält den Hof für die verdickte Zellmembran (l. c. pag. 12).

Juranyi ist diese Bildung einer „hyalinen Hülle“ völlig entgangen, er hebt sogar pag. 20, am Schlusse seines Resumés hervor, Salvinia unterscheide sich von *Marsilia* darin, dass die „hyalinen Hüllen“ um die angelegten Micro- als Macrosporen fehlen.

ihn in den Figuren 80—84, Tafel VI ab. Dort umgibt er schliesslich die Spore besonders einerseits mächtig, während er an der Seite, wo die Schwestersporen mit ihren Stielchen anhaften, fehlt. Russow hält diesen Hof für durch die gequollenen Specialmutterzellmembranen gebildet; er erscheine um die Macrospore besonders mächtig, weil die gequollenen Specialmutterzellmembranen aller Sporen sich schliesslich auf die Macrospore hinübergezogen hätten. Ein solcher Vorgang kann indess nur bei einer völligen Verschleimung der Membranen plausibel erscheinen.

Es ist wohl kaum zweifelhaft, dass dieser lichte Hof um die Macrospore von Salvinia die gleiche Erscheinung ist, wie der von Russow um die Macrospore von *Marsilia* beobachtete. Sicher ist es so, wenn die Russow'schen Bilder aus ganzen Sporangienansichten herausgezeichnet sind, denn um die freipräparirte Macrospore von *Salvinia* findet sich dieser Hof nie. Seine Entstehung dürfte wohl thatsächlich auf die Verschleimung der Specialmutterzellmembran zurückzuführen sein[1]; eine solche Hofbildung wird allerdings bei *Salvinia*, in den Macrosporangien, einzig um die Macrospore bemerkbar. Bei *Marsilia* erscheint

---

[1] Auch hier führte kein Mittel zur Tinction dieses hellen Hofes; Chlorzinkjod nicht, Hämatoxylin, welches sonst Pflanzenschleim (z. B. die Schleimzellen im Thallus der Marchantien) intensiv färbt, nicht ebensowenig Anilinfarben. Beim Schieben der Sporangien unter dem Deckglase bewegt sich auch die Macrospore innerhalb des Hofes, lagert sich verschieden, womit auch die Contour des Hofes wechselt, und man überzeugt sich leicht, dass er einer gequollenen Membran nicht entsprechen kann. Bei Behandlung mit KHO dehnt sich die ganze Protoplasmakugel bedeutend aus, im entsprechenden Verhältnisse nimmt auch der Hof an Volumen zu Lässt man Essigsäure oder Alkohol einwirken, so tritt die Contraction beider Theile bis auf den ursprünglichen Umfang wieder ein. Russow schreibt auch, er habe bei *Marsilia* ein Bersten der Wandung der hyalinen Hülle und das Heraustreten der schleimigen Masse, welche die Hülle bilde, beobachtet. Bei *Salvinia* habe ich das nie gesehen, was wohl, und wenn auch die Hülle hier die analoge Erscheinung ist, seine Erklärung darin finden dürfte, dass ich mit Alkoholmaterial gearbeitet.

Obgleich sich Russow entschieden dahin ausspricht, dass diese hyaline Hülle durch Umwandlung von Specialmutterzellmenbranen entstanden sei, so ist es doch auch aus seiner Schilderung zu entnehmen, dass ihm die Verhältnisse dieser hyalinen Hülle nicht zu klar erschienen sein mochten.

zunächst der lichte Hof um jede Spore der Tetrade, so dass nach Russow die einzelnen Sporen in einer hyalinen Kugel zu liegen scheinen und selbst von einander durch hyaline Substanz getrennt sind. Später erst, mit beginnender stärkerer Entwicklung einer Spore der Tetrade, ist die hyaline Hülle nur auf die Macrospore beschränkt die mit dem Stielchen Fortsätzen anhängenden Schwestersporen aber sind ausserhalb ihrer Peripherie geschafft.

Es erscheint nun fraglich, ob bei *Marsilia* die Hofbildung thatsächlich um jede Spore einer Tetrade eintrittt, ob die Specialmutterzellmembranen aller vier Sporen verschleimen, oder ob auch hier vielleicht die ganze „hyaline Kugel“ nur der Specialmutterzellmembran der einen, eine weitere Förderung erfahrende Spore, ihre Bildung verdankt, und dass nur ob des dauernden im Verbandbleibens der vier Schwestersporen anfänglich noch alle innerhalb der hyalinen Kugel liegen. In dem letzteren Falle entfiele auch Russow's schwer vorstellbare Auffassung, dass die Specialmutterzellmembranen der Schwestersporen schliesslich auf die eine Spore hinüber gleiten.

Kehren wir nun zur Macrospore selbst zurück, um ihr Wachsthum zu verfolgen. Wir sahen sie vorerst mit den an die Peripherie gedrängten Sporen gleich gross, doch bald bemerkt man, wie diese an Grösse hinter der Macrospore zurückbleiben (Figur 8 und 9). Im eingeschlossenen Sporangium übersieht man die körnchenärmere, durch den Mangel an Kernen ausgezeichnete Protoplasmamasse, in welcher die auf dem Anlagestadium verbleibenden Sporen eingebettet liegen, leicht, bei vorsichtigem Herauspräpariren (Figur 9) erhält man sie ziemlich vollständig. Die Macrospore führt von allem Anfang reichlicher Inhalt, besonders fällt ein mächtiger Wandbeleg um den ziemlich grossen Zellkern auf. Die übrigen Sporen lassen nur wenig körnigen Inhalt erkennen, das Wesentliche bildet ein, wenn auch kleiner Zellkern, den Tinctionen alsbald nachweisen und der als vorhanden bis zu dem Stadium vor der Episporbildung verfolgt wurde.

Macrospore und die übrigen Sporen lassen an dem Punkte, wo die drei Tetraëderleisten zusammenstossen, oft — vielleicht bei günstiger Lage und Beachtung immer — einen kleinen Zäpfchenfortsatz erkennen (Figur 9, *b*), der aber nie so mächtig erscheint als jener bei *Marsilia*sporen.

Die Membran der Macrospore, die anfangs ziemlich derb aussieht, scheint bei dem Wachsthume der Spore, bis zu einer bestimmten Entwicklungsstufe, immer zarter zu werden. Auch der Hof zwischen der Spore und dem Protoplasmaballen mindert sich, und endlich scheint letzterer der Macrospore unmittelbar aufzuliegen. Um diese Zeit sind die Kerne in der die Macrospore umgebenden Plasmahülle in einfacher Schicht gelagert, während sie anfänglich in doppelter Schicht darin vertheilt waren (Figur 10). Inzwischen hat die Sporangienkapsel schneller an Wachsthum zugenommen als die Macrospore, diese, umgeben von der Plasmahülle, erfüllt desshalb die Kapsel nicht so wie anfänglich, und desshalb legt sich die Protoplasmakugel immer mehr minder einer Wandseite des Sporangiums an (Figur 11 und 12).

In seltenen Fällen (12) sieht die Macrospore zum Theil aus der Protoplasmahülle hervor, d. h. wird an der einen Seite nur von einem dünnen Belege bedeckt, während auf der anderen ein mächtiger Protoplasmaklumpen aufliegt, aus dem die untere, wenig bedeckte Hälfte hervorsieht.

Wie die letzten Figuren weisen sind die Kerne der Tapetenzellen in der Protoplasmahülle noch durchgehends erhalten. Während die Spore an Grösse zunimmt, scheint nicht das Gleiche mit den Tetraëderleisten zu geschehen; wenn die Spore ihren ursprünglichen Durchmesser circa verdreifacht hat, zeigen die Tetraëderleisten dieselbe, oder nahezu die gleiche Länge, welche sie an Macrosporen, die eben als solche erkennbar werden, haben. Auch in anderer Beziehung haben sie keine Veränderung erfahren, sie entziehen sich ob ihrer geringen Auffälligkeit leicht der Beachtung. Das Wachsthum der Spore wird nun ein rascheres, so dass sie mit der Plasmahülle zusammen wieder das ganze Sporangium nahezu ausfüllt. Jetzt fängt auch die Membran der Spore sich zu verdicken an, sie nimmt hiebei einen gelblichen Ton an; es ist das spätere Exosporium, vom Endosporium gewahrt man nichts. Unmittelbar darauf beginnt schon die Bildung des Epispors. Zunächst umlagert das Protoplasma festanliegend ziemlich gleichmässig die Macrospore. Durch die Vergrösserung der Oberfläche sind die Kerne der Tapetenzellen ziemlich weit von einander gerückt. Ohne weitere Behandlung

sind sie leicht zu übersehen, obgleich sie Mettenius (Tafel I, Figur 5) noch andeutet und ebenfalls um diese Zeit noch vorhandene, zurückgebliebene Sporen in derselben Figur zeichnet.

Sehr schön können die Kerne sichtbar gemacht werden, wenn man die Plasmahülle von der Macrospore abtrennt (was noch ziemlich leicht geschieht) und mit Hämatoxylin tingirt. Figur 13 zeigt ein Stück einer solchen Plasmahülle; man bemerkt wie regelmässige Entfernungen die Kerne von einander einhalten. Man wird durch solche Präparate unmittelbar an die Endospermbildung im Embryosacke, besonders an die sogenannten Kernsonnenstadien erinnert. Ich weiss nicht, ob wir irgendwo einen analogen Fall im Pflanzenreiche haben, dass Zellkerne von Zellen, die ihre Individualität aufgegeben haben, so lange erhalten bleiben.

Man spricht auch immer von einer Desorganisation der Tapetenzellen, was mir jedoch den thatsächlichen Erscheinungen nicht gemäss zu sein scheint. Nur ihre Wandungen werden aufgegeben. Ihr Inhalt functionirt aber noch ständig mit. Schon Juranyi hebt hervor, wie zur Zeit der Bildung des Epispors die früher ziemlich inhaltsarmen Zellen der Sporangienwand besonders stärkereich werden und sogar Chlorophyllkörner führen. Ihr Stärkereichthum ist in der That augenfällig. Diese assimilirten Substanzen werden nun zweifelsohne der Macrospore zugeführt und dies unter Vermittlung der Plasmahülle, die sie umgibt. Von dem Plasma desorganisirter Zellen kann man aber eine derartige Function nicht erwarten. In einem um geringes späteren Stadium ist die Plasmahülle etwas dünner geworden und die Zellkerne ragen gleich kleinen Tumulis aus ihr hervor. Es bietet dies einen ganz sonderbaren Anblick.

Episporbildung.

Die Bildungsart des Epispors ist im Wesen ja schon bekannt, und Mettenius beschreibt dieselbe ganz gut, wenngleich er der falschen Ansicht war, das Bildungsmaterial werde von der Macrospore selbst ausgeschieden. Auch Pringsheim[1] gibt eine ziemlich gute Abbildung desselben.

---

[1] „Zur Morphologie der *Salvinia natans*". Jahrb. f. wiss. Bot., III. Bd., 1863.

Die erste Bildung der Vacuolen in der die Macrospore umhüllenden Plasmamasse beginnt am Scheitel der Spore, wo die drei Lappen des Epispors gebildet werden; bald aber tritt die Vacuolenbildung im ganzen Umkreise auf. Zunächst entstehen überall besonders grosse, zum Theil unregelmässige, zum Theil rundliche Blasen; zwischen diesen und in der peripheren, diese Blasen deckenden, Plasmahülle gesellen sich kleinere in Unzahl hinzu (Figur 14, *a*, *b*).

Den rundlichen Charakter wahren diese Blasen bis zum Abschlusse der Bildung immer in den drei Lappen, während sie am übrigen Umkreise der Spore später meist etwas in die Länge gezogen erscheinen, so dass ihr Längsdurchmesser senkrecht auf der Oberfläche steht. Dabei sondern sie sich häufig in 2, 3, auch 4 Etagen, die vom Exospor nach aussen an Höhe abnehmen (Figur 14, *c*). Dadurch kann die unterste Lage auch eine theilweise Ähnlichkeit mit einer Prismenschichte erhalten. Diese Verhältnisse lassen sich sehr schön an Objecten studieren, die in Carbolsäure eingelegt wurden.[1]

---

[1] Dem der Vacuolenbildung vorausgehendem Stadium entspricht etwa die Juranyi'sche Figur 19, Tafel II. Juranyi gibt in derselben noch eine andere Erscheinung, die ich nie beobachten konnte. In der That findet die Auflagerung der Plasmahülle manchmal etwas vorwiegend am Scheitel der Spore, d. h. am jenen Theile, wo die drei Lappen des Epispors entstehen sollen, statt. Mehr wird indess der Schein einer grösseren Ansammlung von Protoplasma durch die mächtige Vacuolenbildung und Aufthürmung des Epispors an dieser Stelle inducirt. Es findet sich indess symmetrisch damit auch am entgegengesetzten Pole eine mächtigere Ausbildung des Epispors. Am Sporenscheitel, „im kegelförmigen Theile der plasmatischen Masse“ sollen nun nach Juranyi sehr früh drei unter einem Winkel von 120° aneinander stossende, körnerlose, das Licht stark brechende Plasmaplatten auftreten, „welche von der Spitze des kegelförmigen Plasmatheiles ausgehend, in denselben so tief eindringen, dass sie beinahe die Wand der Macrospore erreichen. Sie erscheinen in ihrer ganzen Länge auf einmal, sind an ihrer unteren, der Macrospore zugekehrten Schneide ausgebreitet, sonst aber bis hinauf von gleicher Dicke. Hat das Wachsthum der Hülle der Macrospore sein Ende beinahe schon erreicht, so sieht man in dem kegelförmigen Theile derselben, jenen Plasmaplatten entsprechend, welche in ihr aufgetreten sind, nun auf einmal Spalten entstehen, welche so tief als jene reichten eindringen, und so die Entstehung der drei bekannten Lappen bewirken.“ Diese Plasmaplatten, die nach Juranyi den drei Lappen

Was geschieht nun mit den Zellkernen, die wir bis zur Bildung des Epispors vollkommen erhalten sahen? An Stadien,

---

des Exospors vorausgehen sollen, habe ich nie beobachtet. Ihre Bildung ist mir auch kaum einleuchtend und Prantl („Zur Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Salvinia natans*", Bot. Ztg. 1879, Nr. 27) scheint es ebenso zu gehen, wenigstens dünkt es mir, dass er Juranyi's betreffende Ausführungen völlig missverstanden hat.

Man wäre zu glauben versucht, Juranyi habe die drei Tetraëderleisten der Macrospore gesehen, die mit deren Heranwachsen eine mächtigere Ausbildung erfahren hätten. Doch es wurde schon pag. 506 erwähnt, dass während die Spore an Grösse schon bedeutend zugenommen hat, die drei Tetraëderleisten kaum merklich grösser und breiter geworden sind. Ich suchte an der reifen Spore nach ihnen, konnte sie aber trotz vorzüglicher Aufhellung nicht finden, kaum hie und da sie andeutende Linien am Scheitelpol. Könnte nun an den ganzen Sporen noch Täuschung unterlaufen, so wäre dies an Längsschnitten, die ich durch Einbetten der Sporen in Gummi gewann, kaum möglich. Bei einer halbwegs breiteren Gestaltung der Leisten müsste man an den Durchschnitten irgendwo auch den Durchschnitt der Leisten in Form einer Verbreiterung des Epispors wahrnehmen, was jedoch nie vorkam. In Übereinstimmung damit führt auch Mettenius pag. 15 an: „Die drei Leisten verschwinden endlich vollkommen und zwar meist bevor der Embryosack (Macrospore) sein Wachsthum vollendet hat."

Die Mächtigkeit des Epispors am Scheitel, wo die drei Lappen gebildet werden, ist etwa die dreifache jener an den Längsseiten des Sporenumfanges; an dem gegenüberliegenden Pole nimmt die Mächtigkeit wieder zu, und erreicht das Epispor meist eine gegenüber den Flanken doppelte Dicke. Übrigens variirt die Ausbildnng des Epispors stark und so auch jene der drei Lappen. Meist sind es drei, hie und da kommt noch ein vierter schwächerer dazu. In der Mitte, am Grunde der drei Lappen, steht häufig ein mittlerer, kleiner axialer Zipf, gleich gebildet wie die übrigen Lappen. Mettenius gibt in Figur 27, Tafel I eine ganz entsprechende Abbildung davon. Dieser Zapfen kann stärker auswachsen und nach den Buchten der drei grossen Lappen, drei kleinere Lappen entsenden, so dass er dreistrahlig wird. Man erhält auf diese Weise selbst hier ein Bild mechanisch bedingter Alternation, wie wir sie in der Stellung wirteliger Phyllome sehen.

An Stelle des mittleren Zapfens beschreibt Griffith für *Salvinia verticillata* „einen vereinigenden Fortsatz des Sackes (Tafel II, Figur 41)." Prantl scheint auch bei *Salvinia natans* eine ähnliche Bildung beobachtet zu haben. Er spricht von einem axialen Zapfen des Epispors „der einem knotenförmigen Vorsprunge des Exospors aufsitzt". Letzteren habe ich nicht beobachtet, er dürfte keine regelmässige Erscheinung sein, und entspricht, wo er zur Bildung kommt, wohl dem zarten Zäpfchenfortsatze, der an jungen Sporen die drei Tetraëderleisten krönt und der sich ausnahmsweise mächtiger entwickeln mag.

in welchen die Vacuolen noch ihre unregelmässige Gestalt zeigen, sind sie durch Tinction zwischen den peripheren Theilen, wo mehr Plasmamasse und kleinere Vacuolen liegen, noch nachzuweisen, später werden sie an ganzen Sporen durch keine Tinction mehr augenfällig gemacht. Wohl bemerkt man aber in den erstarrten Episporien stärker lichtbrechende Körperchen, die wahrscheinlich den Kernen entsprechen. Vermuthlich vermag der Tinctionsstoff in das erstarrte Protoplasma nicht mehr einzudringen, denn an durch reife Sporen angefertigten Schnitten werden durch Hämatoxylin in den zwischen den Vacuolen befindlichen Protoplasmabrücken liegende Körperchen, die in die Schnittfläche fallen, noch tingirt. Sie erscheinen zwar kleiner als die Zellkerne vor der Episporbildung waren, allein während des Erstarrungsprocesses werden ja auch die Kerne ihr Wasser abgeben und schrumpfen, daher es sehr möglich erscheint, in diesen tingirten Körnchen, selbst im ausgebildeten Epispor die Kerne der Tapetenzellen oder, vielleicht besser gesagt, Reste derselben, als noch vorhanden zu erblicken. Noch in den Sporangien, welche Macrosporen mit völlig ausgebildetem Epispor enthalten, finden sich die auf dem Anlagestadium zurückgebliebenen Sporen vor. Sie scheinen sich dabei hauptsächlich an der Basis der Macrospore, wo die Stielinsertion des Sporangiums liegt, zu sammeln. Hier finden sie auch den meisten Raum — ich zählte da einmal 16 bei einander liegende.

Microsporangien

Über die Vorgänge im Microsporangium soll einiges kurz hinzugefügt werden. Durch Zählungsversuche wurde zunächst constatirt, dass die Zahl der vorhandenen Microsporen immer über 32 weit hinausgreift. In der That fand ich auch bald das Stadium mit den 16 Sporenmutterzellen.

Nach dem Auseinanderfallen der Tetradenglieder findet sich jede der Sporen in dem Protoplasmaklumpen, der das Sporangium erfüllt, von einem hellen Hofe umgeben, dessen äussere Contour eine punktirte Linie, das anstossende, körnige Protoplasma bildet. Die Figuren 15 und 16 zeigen Stücke des Protoplasmaklumpens; in Figur 16 sind die Sporen etwas geschrumpft. Der sie umgebende Hof ist offenbar dem die junge Macrospore umgebenden analog.

Auch hier sind im Protoplasmaklumpen die Zellkerne der Tapetenzellen noch erhalten, wie dieselben Figuren es zeigen.

Die Bildung des Epispors ist im Wesen die gleiche, wie bei der Macrospore, nur dass hier kein bestimmtes Centrum der Anordnung für die Vacuolen vorhanden ist, das dort bemerkbar wird; das Epispor erscheint demnach als „Zwischenmasse", in der sämmtliche Microsporen eingebettet liegen.

Wie schon Pringsheim erwähnt, sind die Microsporen meist blos in einer Schicht, peripherisch in der ganzen erstarrten Protoplasmakugel gelagert, ohne indess in ihren Abständen eine bestimmte Ordnung zu zeigen; bald häufen sie sich, bald liegen sie weiter von einander, wohl kommt es auch vor, dass zwei radial hinter einander folgen. Die Zwischenmasse ist von grossen und kleinen Vacuolen erfüllt, letztere erfüllen in Masse die Protoplasmabrücken zwischen den grossen. Grosse Vacuolen nehmen besonders die Mitte der erstarrten Protoplasmakugel ein. In der Grösse stimmen Microsporen und die grösseren Vacuolen oft ganz überein, erstere werden aber durch ihren öligen Inhalt, und bei günstiger Lage, durch die Tetraëderleisten leicht unterschieden. Fig. 17 gibt ein oberflächliches Stück des Inhaltes eines reifen Microsporangiums wieder.

Bildungsabweichungen.

Ehe ich an den Vergleich der Sporangium- und Sporenentwicklung von *Salvinia* mit jener der übrigen Rhizocarpeen, soweit sie bekannt sind, gehe, sollen noch zwei teratologische Funde, die ich während der Untersuchung machte, besprochen werden.

Der erste erscheint mir von geringerer Bedeutung, ich führe ihn aber desshalb an, da Strasburger[1] bei *Azolla* eine ähnliche Beobachtung gemacht hat und da zu den zwei möglichen Entstehungsweisen der Abnormität, die man dort annehmen konnte, durch meine Beobachtung sich noch eine dritte ergibt.

Unter sonst normalen Macrosporangien eines Sporocarps, in denen das Archespor theils auf dem Quadranten, theils auf dem Octantenstadium stand, fand ich ein Doppelsporangium; auf einem einfachen Stiele ein vergrössertes Sporangium, das sich senkrecht zu seinem Längsdurchmesser abgetheilt zeigte, eine jede Hälfte

[1] „Über *Azolla*" Jena 1873.

hatte ihr gesondertes Archespor gebildet. Entstanden ist dieses Doppelsporangium wahrscheinlich dadurch, dass die zum Sporangium bestimmte Zelle eine übermässige Grösse erreicht hatte und dass auf die Abschneidung der Basalwand eine jener parallele Wand, welche die ganze Zelle in eine untere und obere theilte, auftrat. Ich habe das Präparat, da ich die richtige Behandlung des Materials damals noch nicht heraus hatte, durch Zusatz zu starker KHO-Lösung verdorben, allein soweit ich mich an das Bild erinnere, das es mir im noch brauchbaren Zustande gezeigt, waren in jeder Hälfte Tapetenzellen gebildet. Die einander übergelagerten Sporangien waren aber blos durch zwei Zelllagen geschieden, die offenbar als Tapetenzellen gedeutet werden sollen. Es entfiel also die an diesen Stellen auch entbehrbare Sporangiumwandung für jedes Sporangium.

Strasburger hat bei Azolla innerhalb eines Indusiums zwei reife Macrosporen beobachtet, die bis auf die Schwimmapparate vollständig ausgebildet waren. Man konnte diesen abnormen Fall sich entweder dadurch enstanden denken, dass ausnahmsweise zwei Macrosporangien innerhalb eines Indusiums zur Ausbildung gelangten (denn bekanntlich werden bei *Azolla* nicht nur die Tapetenzellen, sondern auch die Wandzellen des Sporangiums resorbirt), oder dass zwei Sporen eines Macrosporangiums ihre Fortbildung zu Macrosporen erlangten. Als dritte Möglichkeit gibt sich nun auch die Entstehung auf dem Wege eines Doppelsporangiums, wie es das eben beschriebene von *Salvinia* war.

Der zweite Fall betrifft eine ganze Sporenfrucht. Ich fand ein Sporocarp, in dem vorwiegend Microsporangien entwickelt waren, doch an einer Seite des Receptaculum standen fünf (so zeigte es mir ein Durchschnitt durch die ganze Frucht) Macrosporangien. Die Sporangien standen auf jenen Stufen der Entwicklung, da die Tetraden bereits in die Sporen auseinander gefallen waren, und in den Macrosporangien schon eine Spore als Macrospore kennbar wurde; ich urtheilte also nicht etwa blos auf Grund der Beschaffenheit der Sporangienstiele. Wie ich nachträglich bemerkte hat übrigens solche Fälle von zwitterigen Früchten und also von Soris, in denen Makro- und Microsporangien

untermengt vorhanden sind, schon Mettenius erwähnt, der jedoch keine weiteren Schlüsse daraus zog.[1]

Dieses zeitweilige Erscheinen von zwitterigen Früchten bei *Salvinia* könnte wohl als Atavismus gedeutet werden. Jedenfalls repräsentiren uns geschlechtlich gesonderte Sori, und noch mehr ganze Sporenfrüchte (welche Sonderung indess bei *Salvinia* in einem Acte geschieht) eine höhere Stufe der Ausbildung, als es die ist, in der beide Sporenformen untermengt mit einander einen Sorus bilden. Diese Auffassung wird für jeden Fall Geltung haben, ob man Marsiliaceen oder Salviniaceen als ältere Bildungsformen ansehen will. Sie könnte im letzteren Falle auch eine besondere Errungenschaft, welche die Stammform für sich in der Zeit gewann, darstellen. Wir kommen indess auf eine phylogenetische Deutung der aus dieser Arbeit sowie aus den anderen über Rhizocarpeen vorhandenen gewonnenen Resultate am Schlusse noch besonders zurück.

Vergleich mit der Sporenentwicklung der übrigen Rhizocarpeen.

Vorerst sollen noch aus den Arbeiten über andere Rhizocarpeen die zum Vergleiche wichtig erscheinenden Momente herausgegriffen und mit den an *Salvinia natans* beobachteten combinirt werden.

Griffith hat die Entwicklung der Sporangien und Sporen von *Salvinia verticillata* Roxb. untersucht. Über die Vorgänge, welche zur Bildung einer Centralzelle führen, sowie über die Theilungen dieser finden wir keine Angaben. Nach G. entwickelt sich im Sporangium eine Höhle, die sich mit grumöser Masse füllt. An diese seien die Hauptvorgänge bei der weiteren Bildung der „dreiflächigen" Zellen gebunden. Durch Herausdrücken der grumösen Masse erhält er auch Sporenmutterzellen (Fig. 40), Zellkerne (über deren Herkunft er allerdings falsch urtheilt) und einzelne Sporen. Seine Bilder und Beobachtungen bestätigen, dass zur Zeit, da die Tetraden gebildet sind, sicher kein Zellnetz im Sporangium vorhanden ist. Die Figuren seiner Tafel II, 29, 33, 34 und 40, sprechen entschieden für seine scharfe Beobachtungsgabe und geben ein anschaulicheres Bild der späteren

[1] Met. pag. 21: „Dass wahre Antheren und Ovula in demselben Receptaculum vorkommen, gehört zu den grössten Seltenheiten und wurde von mir nur zweimal beobachtet."

Vorgänge in den Sporangien als jene Juranyis. Man ersieht aus diesen Bildern und seinen Angaben, dass die Vorgänge bei *S. verticilluta* im Wesentlichen ganz gleich verlaufen wie bei *S. natans.*

Auch bei Azolla sind wir für die späteren Bildungsvorgänge (nach Trennung der Tetraden) zur Annahme im Wesentlichen gleicher Bildungsvorgänge nach den vorliegenden Angaben Griffith's und Strasburger's berechtiget.

Auch hier wird nach Griffith in beiderlei Sporangien eine grumöse Masse bemerkbar, die offenbar der Protoplasmakugel nach Auflösung der Tapetenzellen (und hier erfolgt auch jene der Wandzellen) entspricht. Er schreibt über jene des Nucleus (Macrosporangien): „Es zeigt sich, dass die Verdichtung beträchtlich anwächst und eine undurchscheinende, grumöse Scheibe im Nucleus (Macrosporangium) wird; später erscheint sie in der Mitte durchscheinend, an den Rändern hingegen nicht, was mit der Entwicklung eines membranösen Sackes in ihr zusammen zu hängen scheint. Eine weitere Stufe lässt ungefähr im Mittelpunkte des Nucleus anstatt der grumösen, durchscheinenden Scheibe einen scharf umschriebenen, kleinen, gelben Sack erkennen, zwischen ihm und der Spitze des Nucleus ist eine grumöse Masse mit kleinen, dichteren Punkten erkennbar (Fig. 6).“ Diese dichteren Punkte können nach der citirten Abbildung kaum etwas anderes sein, als Zellkerne, die auch hier wie bei *Salvinia* von aufgelösten Tapetenzellen herrühren werden. Ebenso spricht die Figur 5 für ganz ähnliche Vorgänge. Auch Strasburger beschreibt ein Entwicklungstadium, in dem die Macrospore „von einem breiten mit (an dem zu Gebote stehenden Materiale) bräunlichen Protoplasma erfüllten Sacke umgeben wird. Von Zellkernen in diesem Protoplasmasack erwähnt er nichts, warscheinlich sind sie ihm ob des ungünstigen Untersuchungsmaterials entgangen; wohl aber fügt er die wichtige Bemerkung hinzu: „die abortirten Sporenreste sind an die Wand des Sporangiums gedrängt“, was wieder ganz den Vorgängen bei *Salvinia* entspricht.

Wenden wir uns nun *Marsilia* zu, wo wir durch Russow die eingehendsten Kenntnisse über Sporangien und Sporenanlage sowie deren Ausbildung besitzen.

Was die Theilungen der Centralzelle betrifft, so theilt sie sich sowohl in Micro- als Macrosporangium in sechzehn Sporenmutter-

zellen. *Salvinia* unterscheidet sich also wesentlich dadurch, dass im Macrosporangium nur acht Sporenmutterzellen gebildet werden. Russow führt zwar auch für *Marsilia* Fälle an (Taf. VI, Fig. 77), wo die oberen Octanten ungetheilt waren, wonach zwölf Zellen aus der Centralzelle gebildet waren; allein er kann nicht mit Sicherheit angeben, ob die vier oberen Zellen nicht nachträglich sich getheilt hätten, er hält dies für wahrscheinlich, da er in den Macrosporangien in der Regel, in den Microsporangien stets sechzehn Sporenmutterzellen fand und da seiner Ansicht nach „in einem so wichtigen Punkte gewiss Einheit vorausgesetzt werden darf".

In Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen an *Salvinia* werden die Tapetenzellen schon aufgelöst, da die Sporenmutterzellen noch miteinander im Verbande sind, also sicherlich bevor die einzelnen in die Tetradenbildung eingehen, so dass protoplasmareiche Flüssigkeit (Epiplasma) die Sporenmutterzellen umgibt.

Die Tetradenbildung dürfte in beiden Fällen ähnlich verlaufen.

Ein Verdicken der Specialmutterzellmembranen, wie es Russow Taf. VI, Fig. 79 zeichnet, habe ich nie beobachtet; wohl aber kommen Bilder ähnlich jenem Fig. 78 vor, wie etwa in Fig. 4, *b*. Solange die Sporen der Tetraden von *Salvinia* zusammenhaften tritt wenigstens an den nach dem Innern der Kugel gelegenen Tetraëderwänden keine hyaline Substanz auf, die auf Specialmutterzellenmembranen bezogen werden könnte, nur an der Peripherie der Tetrade findet sich ein hyaliner Umkreis.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen *Salvinia* und *Marsilia* liegt darin, dass bei letzterer nur die Microsporentetraden bald in ihre einzelnen Glieder zerfallen, jene des Macrosporangiums aber andauernd im Verbande bleiben; ja an der Macrospore sind selbst während der Ausbildung des Epispors die anhaftenden Schwestersporen noch zu finden. Ferner erfährt eine Spore sämmtlicher sechzehn Tetraden wenigstens anfänglich eine geförderte Ausbildung und Volumzunahme, wenn auch schliesslich nur jene einer Tetrade bei diesem genommenen Anlaufe verbleibt und wirklich zur Macrospore wird. Bei *Salvinia* dagegen isoliren sich die Tetraden der Macro- und der Microsporangien alsbald, und im Macrosporangium wird von allem Anfang nur eine Spore in

der Entwicklung gefördert. Ein Stachelspitzchen an dem Punkte wo die Tetraëderleisten zusammenstossen, ist auch bei den Sporen von *Salvinia* meist, zum mindesten häufig vorhanden; es findet sich sowohl an der zur Macrospore bestimmten Spore als an den in der Entwicklung zurückbleibenden, allein immer ist es viel schwächer entwickelt als bei *Marsilia;* während es bei dieser bis zu $^1/_2$ ja $^3/_4$ Länge des Sporendurchmessers erreicht, hat es die *Salvinia* nur $^1/_{12}$—$^1/_{10}$ dieses.

Die Tetraëderleisten werden bei *Salvinia* an allen Sporen des Macrosporangiums deutlich kennbar, ob dies auch bei *Marsilia* der Fall ist, vermag ich Russow nicht zu entnehmen, seine Abbildungen sprechen eher fürs Gegentheil.

Die „hyaline Hülle" um die Macrospore ist bei *Marsilia* noch weit mächtiger als bei *Salvinia.* Zunächst umgibt sie alle vier Sporen der Tetrade, dann gleitet sie nach Russow von den drei in der Entwicklung zurückbleibenden auf die geförderte Spore hinüber, so dass sie nur diese mehr umgibt; ihr Stachelspitzchen ragt über die Grenze der Hülle hinaus, und bleibt mit den aus der hyalinen Hülle herausgehobenen Schwestersporen in Verbindung. Auf dem Stadium (Taf. VI, Fig 84) hat die Erscheinung, offenbar sehr viel Ähnlichkeit mit *Salvinia,* wo von allem Anfange nur die Macrospore von einer hyalinen Hülle umgeben wird und nie ihre Schwestersporen mit von ihr umschlossen, beobachtet wurden.

Um die Spore, welche zur Macrospore zu werden bestimmt ist, sammelt sich sowie bei *Salvinia* auch bei *Marsilia* das Protoplasma der aufgelösten Tapetenzellen an; öfter treten nach Russow zwei ja auch drei solcher „Protoplasmablasen" im Macrosporangium auf, was ich bei *Salvinia* nie beobachtet habe; dass es bei *Marsilia* geschieht, erscheint um so erklärlicher, da zu Beginn sechzehn Sporen in ihrer Entwicklung gefördert erscheinen. Schliesslich soll jedoch auch bei *Marsilia* immer nur eine Blase persistiren. Diese Blase besteht nach Russow aus sehr feinkörnigem, bräunlich tingirten Protoplasma; Zellkerne führt er darin nicht an, doch möchte ich vermuthen, dass sie wohl vorhanden seien, ihm aber entgangen sind; die Bilder Fig. 89 der entsprechenden Stadien stimmen zu sehr mit den Erscheinungen bei *Salvinia* überein.

Während von der sich entwickelnden *Marsilia*-Macrospore Russow angibt, dass er bis zur vollständigen Ausbildung derselben keinen Zellkern wahrnehmen konnte, ist ein solcher in der Macrospore von *Salvinia* stets leicht zu finden.

Zur Zeit der Episporbildung finden wir bei *Salvinia* die hyaline Hülle um die Macrospore nicht mehr, während bei *Marsilia* eine solche an den Längsseiten der biscuitförmigen Spore noch vorhanden ist, wenn in der Protoplasmablase bereits die zwei untersten Lagen des Epispors sich differenziren.

Auch bei *Marsilia* finden sich die Sporentetraden, die nicht zur Entwicklung gelangen, noch im Sporangium an der Wandung anliegend vor, da bereits das Epispor der Macrospore eine feste Consistenz erlangt hat.

Auf die Episporbildung und deren Vergleichbarkeit zwischen *Salvinia* und *Marsilia* brauche ich nicht einzugehen. Die Ausbildung der Microsporen dürfte in beiden Fällen, bis auf die wesentliche Verschiedenheit in der Episporbildung, sehr ähnlich verlaufen.

Die Vorgänge in den Sporangien bei *Pilularia* dürften sich eng jenen von *Marsilia* anschliessen. Nach Sachs[1] werden sowohl in Micro- als Macrosporangien sechzehn Sporenmutterzellen gebildet. An jeder Tetrade des Macrosporangiums wächst zunächst eine der angelegten Sporen gefördert, nur eine behält jedoch diese Tendenz bei und wird schliesslich zur Macrospore. Dabei bleiben auch hier die Macrosporentetraden lange im Verbande. Ob die Kerne der Tapetenzellen, die während der Tetradenbildung aufgelöst werden, im körnigen Protoplasma zwischen und um die Tetraden andauernd erhalten bleiben, ist nicht angegeben, doch möchte ich auf ein gleiches Verhalten wie bei *Salvinia* schliessen,

Phylogenetische Folgerungen.

Wenden wir uns schliesslich zur Erörterung der phylogenetischen Folgerungen, die sich aus den durch die Untersuchung an *Salvinia* nachgewiesenen Thatsachen im Zusammenhalte mit dem über die Verwandten Bekannten ergeben, so finden wir diese mit den bisherigen Anschauungen theilweise in Conflict treten, so dass eine Umänderung derselben nicht unmöglich erscheint. Die

[1] Sachs „Lehrbuch der Botanik", 4. Auflage.

scharfe Sonderung der beiden Familien der Rhizocarpeen, der Marsiliaceen und Salviniaceen, wurde immer betont und tritt durch diese Untersuchungen eher noch schärfer hervor. Nicht so stimmen unsere Resultate mit der Auffassung überein, die man über das phylogenetische Verhältniss beider Familien gefasst hat; man war bisher der Ansicht die Marsiliaceen für die ausgeprägtere Familie zu halten, während die Salviniaceen noch einen engeren Anschluss an die echten Farne zulassen sollten. Die gewichtige Stütze dieser Ansicht bildet die Gestaltung der sexuellen Generation in beiden Familien. Die starke Reduction des Prothalliums bei den Marsiliaceen, welches bei den Microsporen aus diesen gar nicht mehr hervortritt, liess, da in den höheren Gestaltungsgruppen der Pflanzen das Streben auf möglichste Reduction der Geschlechtsgeneration sich deutlich ausprägt, die Marsiliaceen als vorgeschrittenere Gruppe der Rhizocarpeen auffassen. Allein mit der sporenbildenden Generation verhält es sich, wie unschwer zu erkennen, gerade umgekehrt.

Es ist nicht zu zweifeln, dass sich die Sporenfrüchte beider Familien nicht direct vergleichen lassen. Auch wäre die Frage, ob die complicirter gebauten der Marsiliaceen, oder ob die einfacheren der Salviniaceen die vorgeschrittenere Bildungsform vorstellen, einerseits schwer zu beantworten, denn jede ist wohl für besondere Vegetationsbedingungen geschaffen. Anderseits bleiben in jedem Falle die Sori hier und dort vergleichbar, und da muss uns die Sonderung derselben ihrem Geschlechte nach, die bei *Salvinia* erzielt ist, vom phylogenetischen Standpunkte aus als eine fortschrittliche Einrichtung erscheinen.

Fälle, wo eine Sporenfrucht Micro- und Macrosporangien trägt, und welche Mettenius und ich beobachtet haben, dürften desshalb auch berechtigt als Atavismus gedeutet werden und beweisen, dass die Sonderung der Sori und somit der Sporocarpien von *Salvinia* erst in der Zeit erworben ist.

Weiters hat die Untersuchung gezeigt, dass bei *Salvinia* im Macrosporangium nur acht Sporenmutterzellen gebildet werden, dass also gegenüber den sechzehn Sporenmutterzellen die im Microsporangium von *Salvinia* gebildet werden und den sechzehn Sporenmutterzellen, die bei den Marsiliaceen sowohl in Micro- als Macrosporangien gebildet werden sollen, eine Reduction ein-

tritt. Russow sagt zwar, bei Erwähnung von Fällen, in denen nur zwölf Sporenmutterzellen im Macrosporangium vorhanden waren, dass wahrscheinlich auch in den oberen vier nicht getheilten Octantenzellen nachträglich die Zweitheilung eingetreten wäre, denn „in einem so wichtigen Punkte dürfe gewiss Einheit vorausgesetzt werden mit den Vorgängen im Microsporangium." Diese Einheit dünkt mir aber durchaus nicht nothwendig, ja ich habe es von vornherein sehr einleuchtend gefunden, dass im Macrosporangium der Rhizocarpeen schon eine Reduction in der Zahl der angelegten Sporen eingetreten sein könnte. Denn die Anlage von 64 und respective 32 Sporenzellen im Macrosporangium, von denen nur eine zur Ausbildung gelangt, erscheint doch als ein unnützer Vorgang, den wir nur von dem Gesichtspunkte aus als begründet ansehen können, dass in ihm noch Anklänge an die Isosporie ausgedrückt seien, aus der sich in der Rhizocarpeenreihe allmählig die Heterosporie herausgebildet hat. Und da muss uns das leicht erklärlich erscheinen, dass bei *Salvinia* im Macrosporangium schon eine Reduction in der Zahl der angelegten Sporen eintritt.

Dieselbe fortschreitende Gestaltung tritt auch in dem Verhalten der Sporentetraden bei *Salvinia* zu Tage. Hier trennen sich die Sporen der Tetraden alsbald von einander und von allem Anfange wird nur eine gefördert und zur Macrospore ausgebildet; bei *Marsilia* hingegen wächst anfänglich von jeder Tetrade eine Spore mächtiger, und erst nachträglich gewinnt eine dieser 16 Sporenzellen das Übergewicht über die andern, so dass sie allein zur Macrospore wird. Mit den anfänglichen Heranwachsen von sechzehn Sporen im Macrosporangium von *Marsilia* hängt dann offenbar auch zusammen, dass öfters noch der Versuch gemacht wird, in der That mehrere dieser Sporen zu weiterer Entwicklung zu bringen, daher zwei auch drei „Protoplasmablasen" in einem Sporangium beobachtet werden.

Erwägt man diese Thatsachen, dann wird es nicht so leicht zu entscheiden, welche der beiden Familien, ob Marsiliaceen oder Salviniaceen, als die vorgeschrittenere angesehen werden müsse: es hängt dies von der subjectiven Auffassung ab, ob man dem Verhalten in der Sporengeneration oder jenem in der sexuellen Gene-

ration den grösseren Werth für die Begründung des phylogenetischen Zusammenhanges beimessen will.

Vielleicht hat man auch beide Gruppen nicht auseinander, sondern von einer gemeinsamen Stammform abzuleiten, von der jeder der beiden sich entwickelnden Zweige in einer anderen Richtung sich differenzirte.

Die Paläontologie[1] vermag bisher kaum entscheidend auf die Frage Einfluss zu nehmen, ob die Salviniaceen oder die Marsiliaceen die ältere Familie repräsentiren. Sämmtliche sichern Rhizocarpeenfunde gehören der Tertiärzeit an. Von *Salvinia* sind bisher fünf fossile Arten bekannt, die sich theils in den oligocänen, theils in den miocänen Ablagerungen finden; von *Pilularia* und *Marsilia* nur je eine Art, welche beide den Miocänschichten angehören. Zum mindesten würden also diese Funde nichts Entgegenstehendes für die Annahme, dass die Salviniaceen die ältere Formenreihe repräsentirten, enthalten.

Ebenso ist es nicht unmittelbar zu entscheiden, ob wir innerhalb der Salviniaceen in der Gattung *Azolla* oder in der Gattung *Salvinia* den vorgeschritteneren Repräsentanten erblicken wollen. Bei *Azolla* bleibt es noch eine dankenswerthe Aufgabe, die Anlage der Sporangien und die Vorgänge in diesen zu studieren, wodurch die angeregte Frage mit ziemlicher Gewissheit entschieden werden könnte. Von vorneherein wäre man wohl geneigt, entschieden Azolla für die differenzirtere Gattung zu halten. Dazu berechtigte die im weiblichen Sporocarp eingetretene Reduction auf ein einziges zur Ausbildung gelangendes Sporangium, dann die complicirten Bildungen des Schwimmapparates, der Massulae, Glochiden etc. Anderseits wären nach Griffith sämmtliche Sporocarpien von *Azolla* der Anlage nach zwitterig, nur sollten entweder das weibliche Sporangium oder die männlichen nicht zur Ausbildung gelangen. Verhält es sich so, dann hätte wieder *Salvinia* vor *Azolla* etwas voraus. Diese Frage ist aber noch nicht entschieden. Strasburger selbst gesteht dies zu, obgleich er offenbar geneigt ist, Griffith's Angaben als auf Irrthum beruhend anzusehen; er selbst habe in einer ganz jungen Anlage

---

[1] Zittel und Schimper, „Handbuch der Paläontologie" II. Band. pag. 153 u. f.

einer weiblichen Kapsel nur ein einziges Sporangium beobachtet, welches den Scheitel der Columella einnahm. Selbst für den Fall, dass auch im weiblichen Sporocarp mehrere Sporangienanlagen vorkommen sollten, ist Strasburger der Auffassung, dass sämmtliche Sporangienanlagen Macrosporangien vorstellten; die complicirten Differenzirungen die *Azolla* in der Ausbildung der Sporen zeigt, lassen ihn an eine zwitterige Anlage der Sporocarpien gar nicht denken. Die Entscheidung liegt indess sicherlich in einer neuen Untersuchung dieser Verhältnisse, und sollte es mir gelingen, taugliches Material zu erhalten, würde es mir zur Freude gereichen, durch die Lösung dieser Frage, sowie durch die Untersuchung über die Anlage und Zahl der Sporenmutterzellen im Macro- und Microsporangium von Azolla, das Verhältniss dieser Gattung zu *Salvinia* sicherer aufzuklären, als es unsere gegenwärtigen Kenntnisse gestatten.

Tafelerklärung.

Sämmtliche Figuren wurden mit der Camera lucida entworfen.

Fig. 1. Macrosporangien im optischen Längsschnitt. Die acht Sporenmutterzellen gebildet. Bei *b* ist durch Contraction in Alkohol eine Spalte zwischen den Sporenmutter- und den Mantelzellen entstanden. (480).

„ 2. Wandungen der Tapetenzellen resorbirt, ihre Inhalte umgeben zusammengeflossen die ausser Verband getretenen Sporenmutterzellen *k*, Zellkerne. (480).

„ 3. Sporenmutterzellen in vorgeschrittenen Stadien. Bei *a*, drei noch im Verbande befindliche, bei *b* und *c* bereits isolirte; im Nucleus mehrere Nucleoli. (*a*, *b* 800, *c* 480).

„ 4. *a* Macrosporangium mit Sporentetraden; *b* eine einzelne Tetrade allein aus einem unverletzten Sporangium herausgezeichnet, mit dem sie umgebenden hellen Hofe, der theilweise auch in *a* bemerkbar. (480).

„ 5. Sämmtliche acht *a*—*h* Sporenmutterzellen aus einem Makrosporangium, zum Theile in der Bildung der Tetraden begriffen. *x* stark lichtbrechende Körner fraglicher Natur. (480).

„ 6. Sporentetraden in verschiedenen Ansichten; die oberste (800) die übrigen (480),

Fig. 7. Aus der Macrospore herauspräparirter Protoplasmaballen; Macrospore von den an die Peripherie gedrängten Sporen an Grösse noch nicht unterschieden, wohl aber durch den hellen Hof ausgezeichnet (220).

„ 8. Macrosporangien mit bereits an Grösse den übrigen Sporen weit überlegener Macrospore. sp, Sporen; (220).

„ 9. *a* Protoplasmaballen mit Macrospore in ähnlichem Stadium wie in Fig. 8, freipräparirt; man unterscheidet den hellen Hof um die Spore, die compacte Protoplasmahülle mit den eingeschlossenen Zellkernen, und das körnchenärmere Protoplasma mit den eingebetteten auf dem Anlagestadium verbleibenden Sporen. *b*, eine isolirte dieser Sporen, mit dem Zäpfchenfortsatze im Mittelpunkte der Tetraëderleisten. (480).

„ 10. Eine weiter herangewachsene Macrospore mit der Protoplasmahülle frei präparirt; diese theilweise von der Spore losgelöst. Der helle Hof um die Spore ist verschwunden, die Kerne in der Plasmahülle liegen in einfacher Schicht um die Spore. (310).

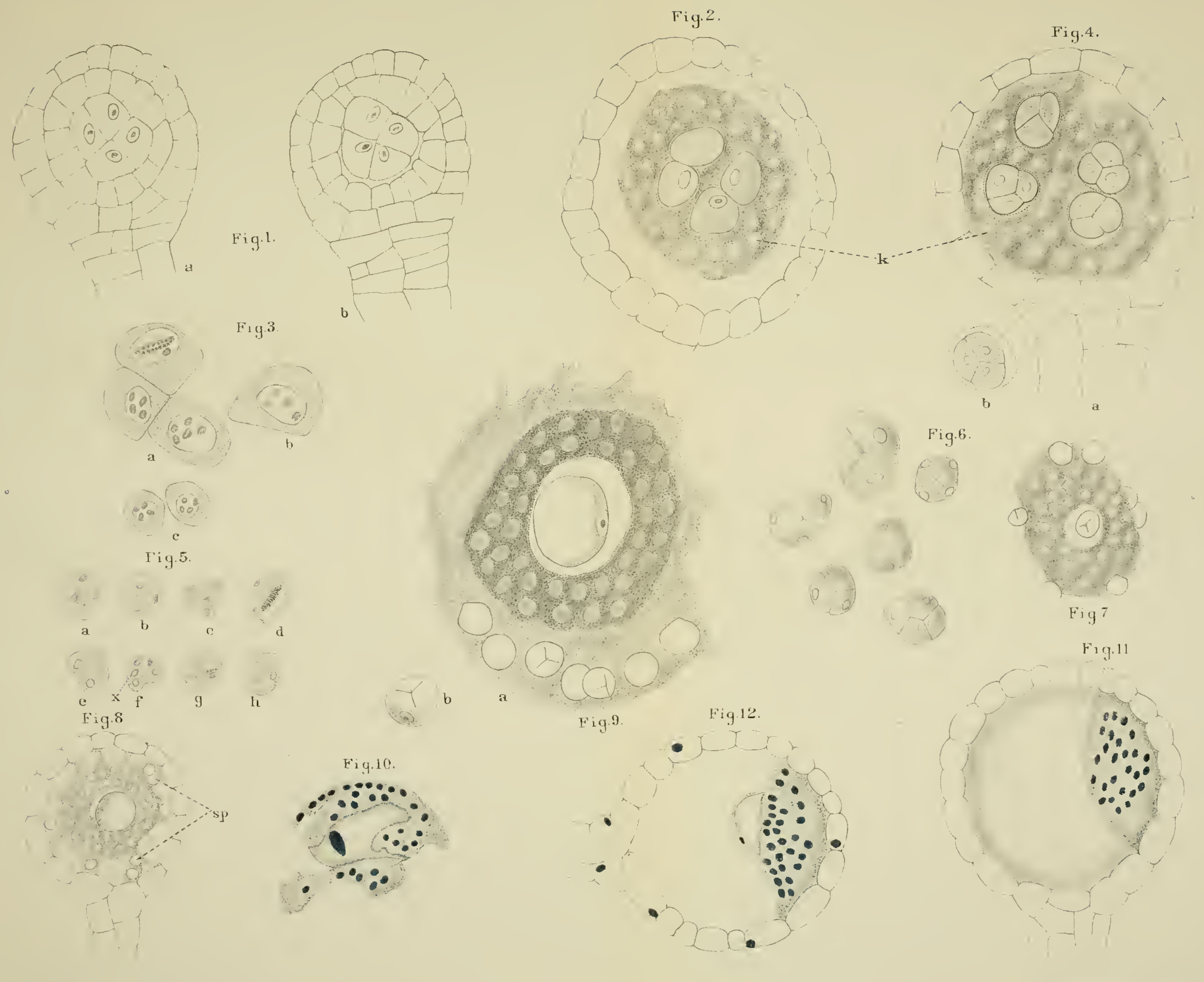
„ 11 und 12. Macrosporangien mit Macrosporen im wandständigen Protoplasmaballen, nach mit Hämatoxylin tingirten Präparaten. (310).

„ 13. Ein von der Macrospore losgelöstes Stück der Protoplasmahülle, mit den in ihr erhaltenen tingirten Kernen. Stadium vor Beginn der Episporbildung. (220).

„ 14. Verschiedene Stadien aus der Entwicklung des Epispors. *a* Anfangsstadium mit den unregelmässigen grossen Vacuolen, *b* Folgestadium, bei welcher Bildung das Epispor jedoch öfter verbleibt (*a*, *b* 480); *c* und *d* Längsschnitt und Oberflächenansicht des Epispors, wie es an der reifen Macrospore sich meist darstellt. Bei *c* sind im Protoplasmagebälke Körnchen durch Hämatoxylin tingirt, welche vielleicht noch dem Kernresten der Tapetenzellen entsprechen. *e*, Exospor (*c*, *d* 220).

„ 15 und 16. Stücke aus dem das Microsporangium, nach dem Auseinanderfallen der Tetraden, erfüllenden Protoplasmaballen. mi, die von einem hellen Hofe umgebenen, Microsporen; in Fig. 16 sind sie etwas geschrumpft. Kerne der Tapetenzellen im Protoplasma eingebettet, auch um sie wird eine Hofbildung bemerkbar. (480).

„ 17. Peripherisches Stück des Protoplasmaballens aus einem reifen Microsporangium; mi, Microspore; *v*, Vacuolen. (480)



Autor del. lith. v. Dr J. Heitzmann.

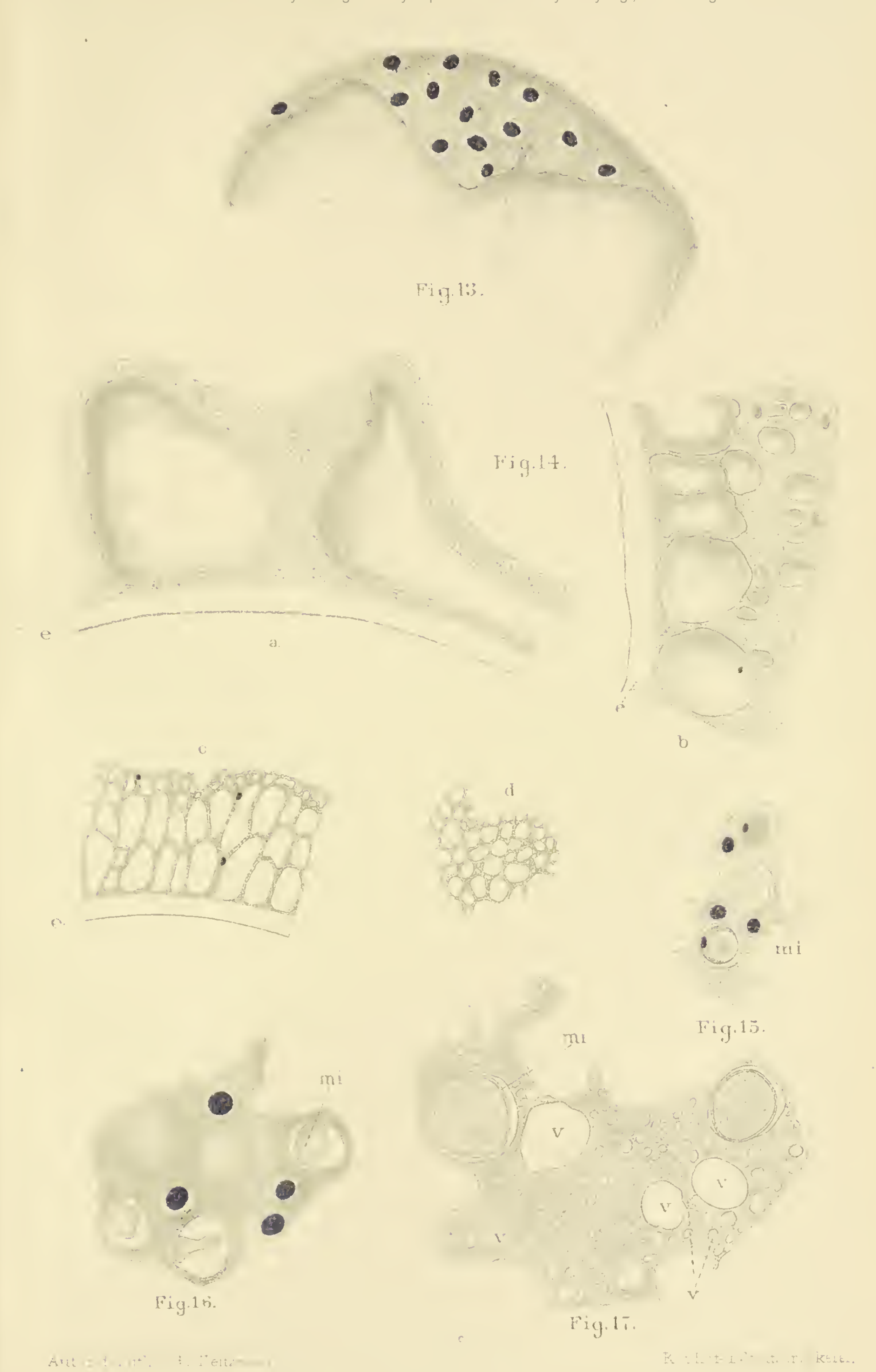


Fig.13.

Fig.14.

Fig.15.

Fig.16.

Fig.17.